

**ИЗМЕНЕНИЕ ВЕКТОРНОЙ АКТИВНОСТИ
БЛОХ (SIPHONAPTERA) В СИБИРСКИХ ПРИРОДНЫХ
ОЧАГАХ ЧУМЫ**

© Д. Б. Вержуцкий,* Л. П. Базанова, Е. Г. Токмакова

ФКУЗ Иркутский научно-исследовательский
противочумный институт Роспотребнадзора
ул. Трилиссера, 78, Иркутск, 664047
* E-mail: adm@chumin.irkutsk.ru
Поступила 10.04.2018

Проведен сравнительный анализ векторной активности блох-переносчиков в сибирских природных очагах чумы за два многолетних периода (1967—1980 и 1982—2007 гг.) экспериментальных исследований. В анализ взяты данные по частоте блокообразования у инфицированных возбудителем чумы имаго блох в 127 опытах с использованием 15 их видов и подвидов. Показано, что за сравнительно небольшой период времени (30—40 лет) во всех сибирских очагах чумы (Алтайском, Тувинском и Забайкальском) произошло повышение векторной активности переносчиков. Показан достоверно высокий уровень различий частоты «блокирования» насекомых за анализируемые периоды во всех трех очагах ($P < 0.001$).

Ключевые слова: природные очаги, блохи, *Yersinia pestis*, блокообразование.

Чума продолжает оставаться одной из наиболее опасных болезней человека, способной привести к катастрофическим последствиям как для отдельных стран, так и в масштабах всей планеты. Чрезвычайно высокая контагиозность легочной формы инфекции, способность возбудителя к стремительному распространению трижды за историю человечества вызывали пандемии, отличавшиеся колоссальным числом жертв и огромными экономическими потерями. Причины начала подобных аномальных эпидемических проявлений неоднократно обсуждались в литературе, но общего понимания и согласия, что же могло послужить триггерным механизмом массовых заболеваний людей и распространением чумы по значительной части планетарной суши, среди специалистов пока не достигнуто. Между тем многими исследователями на примере ряда природно-очаговых болезней показано, что внезапным массовым всплескам заболеваний людей, как правило, предшествовала активизация природных очагов возбудителей этих инфекций (Ралль, 1965; Коренберг и др., 2013).

Значительная трансформация природных экосистем во второй половине XX—начале XXI в. отмечается многими исследователями в разных об-

ластях естествознания. Природные очаги чумы являются компонентами биоценозов в 54 странах мира, преимущественно в степных и пустынных формациях (Кучерук, 1965; Akiev, 1982; Каримова, Неронов, 2007). Естественная зараженность возбудителем чумы бактериологическим и серологическими методами выявлена у 341 вида млекопитающих и 3 видов птиц (Слудский, 2014). Культуры микроба чумы выделялись от 306 видов и подвидов эктопаразитов мировой фауны: у 285 видов и подвидов блох (Гончаров и др., 2013), 2 видов аргасовых, 5 видов гамазовых, 7 видов иксодовых клещей, 6 видов и подвидов вшей (Dubyanskiy, Yeszhanov, 2016) и одного вида краснотелковых клещей (наши неопубликованные данные). Блохи являются основными переносчиками и хранителями чумы в природе (Иофф, 1941; Ващенко, 1999). Ведущим и наиболее эффективным способом трансмиссии возбудителя чумы считается передача инфекции теплокровным животным посредством образования бактериального блока, в результате чего происходит закупорка преджелудка блохи с выбросами крупных фрагментов биопленки, состоящей из внеклеточного матрикса и агрегаций микроба, в кровяное русло прокормителя при попытках кровососания насекомого (Бибикова, Классовский, 1974; Ващенко, 1988; Hinnesh, 2005; Кутырев и др., 2007). Интенсивность блокообразования и способность к передаче инфекции значительно варьируют у разных видов блох в зависимости от времени года. При этом прослеживаются существенные различия в результатах, полученных разными исследователями, проводившими опыты по сходным методикам с одними и теми же видами блох в разные годы (Ващенко, 1988, 1999; Базанова и др., 2004; Базанова, 2009). При рассмотрении векторной способности переносчиков за последние десятилетия складывается отчетливая картина роста частоты блокообразования у представителей целого ряда видов блох из разных природных очагов чумы.

Цель работы — систематизация и анализ данных для определения наличия долговременных устойчивых изменений в векторной активности блох из сибирских природных очагов чумы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Проанализированы результаты многолетних экспериментальных исследований по изучению эффективности блох разных видов как переносчиков из Алтайского, Тувинского и Забайкальского природных очагов чумы. В опытах, проведенных с 1967 по 2007 г., использовано более 28 тыс. насекомых 17 видов (табл. 1). В анализ взяты данные 127 опытов по передаче микроба чумы мелким млекопитающим блохами, характерными для каждого из рассматриваемых очагов. Все задействованные в опытах виды блох собирались непосредственно с естественных мест их обитания в пределах территории каждого природного очага чумы. Эктопаразитов заражали посредством кормления на бактериемийных зверьках, либо через биомембрану. Подкормки с визуальным определением формирования блока преджелудка проводили на мелких млекопитающих, массовых для каждого из очагов чумы. В Алтайском природном очаге для заражения и подкормок использовали пищух, плоскочерепную полевку, длиннохвост-

Таблица 1

Объем материала по видам блох, использованных в сибирских природных очагах чумы в различные периоды проведения экспериментальных работ

Table 1. The data volume for the flea species used from the Siberian natural plague foci in various periods of experiments

№	Виды блох	Количество блох в опытах	Очаги чумы ¹	Периоды ²
1	<i>Amphalius runatus</i> (Jordan et Rothschild, 1923)	2056	A, T	I
2	<i>Amphipsylla primaris</i> (Jordan et Rothschild, 1915)	3029	A, T, 3	I—II
3	<i>Citellophilus tesquorum</i> Wagn., 1898	8764	A, T, 3	I II
4	<i>Ctenophyllus hirticrus</i> (Jordan et Rothschild, 1923)	2044	A, T	I—II
5	<i>Frontopsylla elatoides</i> Wagner, 1928	557	A ³ , T	I II
6	<i>F. hetera</i> Wagner, 1933	2923	A, T	I—II
7	<i>F. luculenta</i> (Jordan et Rothschild, 1923)	2315	3	I—II
8	<i>Neopsylla mana</i> Wagn., 1927	488	T	I—II
9	<i>N. pleskei</i> Ioff, 1928	1989	3	I
10	<i>Oropsylla alaskensis</i> (Baker, 1904)	87	T	I II
11	<i>Paradoxopsyllus dashidorzhi</i> Scalon, 1953	493	A, T	I II
12	<i>P. scorodumovi</i> Scalon, 1935	581	A, T	I—II
13	<i>Paramonopsyllus scalonae</i> Vovchinskaya, 1950	1023	A, T	I I
14	<i>Rhadinopsylla dahurica</i> (Jordan et Rothschild, 1923)	1386	A	I
15	<i>R. li transbaikalia</i> Ioff et Tiflov, 1947	371	T	I—II
16	<i>Callopsylla gaiskii</i> Vovchinskaya, 1950		A ³	
17	<i>Wagnerina tuvensis</i> Ioff et Scalon, 1953		A ³	
Итого		28247		

Примечание. ¹ A — Алтайский, T — Тувинский, 3 — Забайкальский. ² I — 1967—1980 гг.; II — 1982—2007 гг. ³ Данные по Алтайскому очагу не опубликованы.

того суслика, белых и домовых мышей (Воронова и др., 1977; Якуба и др., 1978, 1983, 1984; Машковский и др., 1992). В Тувинском очаге объектами заражения служили длиннохвостый суслик, плоскочерепная полевка, монгольская и даурская пищухи, тарбаган (Равдоникас и др., 1974; Якуба и др., 1974; Воронова, Феоктистов, 1979; Вержуцкий и др., 1984; Воронова, 1984; Климов, Вержуцкий, 1984; Базанова, Вержуцкий, 2009). В Забайкалье в опытах использовали даурского суслика и полевку Брандта (Феоктистов и др., 1974; Воронова и др., 1984). Общее число зверьков всех видов в экспериментах составило почти 4 тыс. экз. В большинстве случаев насекомых заражали штаммами возбудителя чумы, характерными для каждого очага, экспериментальные работы проводили непосредственно на территории природных очагов в условиях, по возможности максимально приближенных к естественным. Часть опытов осуществлена в Лаборатории экспериментальных животных Иркутского противочумного института. В этих случаях эксперименты проводили с поддерживаемыми в инсек-

тарии культурами блох, начало которым положили насекомые из природных популяций с территории конкретных очагов чумы. Инфицировали насекомых штаммами возбудителя, выделенными из этих же очагов. В качестве прокормителей и реципиентов при трансмиссивной передаче инфекции использовали белых мышей.

Методика заражения насекомых, периодичность подкормок и методы исследования органов павших или убитых хлороформом животных, использованных в качестве прокормителей, подробно приведены в опубликованных ранее работах (Воронова, 1978; Якуба и др., 1978, 1984; Воронова, Феоктистов, 1979; Вержуцкий и др., 1984; Базанова, Климов, 1990; Базанова и др., 2004; Токмакова и др., 2006). Статистическую обработку экспериментальных данных проводили общепринятыми методами (Рокицкий, 1973) в программе «Excel». Сравнивали результаты опытов между двумя периодами их проведения с помощью критерия Стьюдента.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Алтайский природный очаг чумы. Горно-Алтайский очаг — поливекторный. Передача возбудителя преимущественно осуществляется блохами массовых видов, доминирующих на основном носителе — монгольской пищухе в разные сезоны года. Сообщается об изучении способности к передаче возбудителя у блох 15 видов (Якуба и др., 1983б). В доступных нам источниках подробно описано 27 опытов по трансмиссивной передаче возбудителя 10 300 блохами 7 видов из Алтайского очага, результаты которых использованы для анализа. У каждого из этих видов зарегистрирован определенный уровень блокообразования. Чаще всего блоки обнаруживали у блох *Paradoxopsyllus scorodumovi* — 39.1 % (Якуба и др., 1978а, б, 1983а), блохи *Amphalius runatus* в двух сериях экспериментов (Воронова и др., 1977; Якуба и др., 1978а) не блокировались. Эксперименты с блохой суслика *Citellophilus tesquorum* позволили выявить от 1 (0.04 %) до 13 (14.9 %) заблокированных особей (Машковский и др., 1992а). При этом всего из 3214 опытных насекомых блок был установлен у 39, что составило 1.2 %. Блохи *Rhadinopsylla dahurica* очень чувствительны к возбудителю чумы: у многих эктопаразитов размножившиеся бактерии забивали даже пищевод, поэтому классический блок наблюдали только у одной особи. Продолжительность жизни зараженных имаго не позволяла проводить опыты более 15 дней (Якуба и др., 1983б). Описанные эксперименты относятся только к одному из сравниваемых периодов: либо 1970—1975 г., либо 1983—1985 г. Сравнивать между собой виды, значительно различающиеся по частоте блокообразования, не очень корректно. Результаты опытов с *R. dahurica* не поддаются количественному анализу. Кроме того, количество заблокированных *Amphipsylla primaris* зависело от вида зверька, на котором питались зараженные блохи (табл. 2). Поэтому в табл. 2 приводятся данные опытов с соблюдением повторяемости видов блох и хотя бы минимальным вида прокормителя.

По всем представленным видам средний показатель образования блока за первый период (1970—1975 г.) составил 1.5 %, за второй (1983—1985 г.) — 6.3 %. В целом по Алтайскому природному очагу чумы за рас-

Таблица 2

Изменение векторной активности блох в Алтайском природном очаге чумы

Table 2. Alteration of flea vector activity in the Altai natural plague focus

№	Вид блохи	Годы	Количество опытов	Прокормитель	Количество блох	Из них с блоком		Литературный источник
						абс.	%	
1	<i>Amphipsylla primaris</i>	1974—1975	2	1 м.п., 7 пчп	172	38	22.1	Якуба и др., 1978а, 1983а
2	<i>Ctenophyllus hirticrus</i>	1970	1	б/м	141	0	0	Воронова и др., 1977
3	<i>Ct. hirticrus</i>	1974—1975	2	м.п.	603	0	0	Якуба и др., 1978а
4	<i>Frontopsylla hetera</i>	1970	1	б/м	173	2	1.2*	Воронова и др., 1977
5	<i>F. hetera</i>	1974—1975	2	м.п.	2547	14	0.5*	Якуба и др., 1978а, с; Якуба и др., 1984
Итого за I период			8		3636	54	1.5	
6	<i>A. primaris</i>	1983	1	м.п.	202	0	0	Машковский и др., 1992b; Якуба и др., 1984
7	<i>A. primaris</i>	1983	1	м.п.	153	2	1.3	Машковский и др., 1992b; Якуба и др., 1984
8	<i>A. primaris</i>	1983	1	п.ч.п.	153	40	26.1	Машковский и др., 1992b
9	<i>Ct. hirticrus</i>	1983—1985	2	м.п.	91	1	1.1	Машковский, 1986
10	<i>F. hetera</i>	1983—1985	2	м.п.	85	0	0	Машковский, 1986
Итого за II период			7		684	43	6.3	

Примечание. * Расчеты по опубликованным данным.

смаатриваемый период времени можно констатировать значительный рост векторной способности блох. Различия в частоте блокообразования у блох в экспериментах между этими двумя периодами высоко достоверны ($t = 5.06$; $P < 0.001$).

Тувинский природный очаг чумы. В Тувинском очаге проведено наибольшее число экспериментальных исследований (35 серий, включающих 72 заражения больших групп насекомых в опытах). В них было задействовано 9745 блох, относящихся к 12 видам (табл. 3). Среди всех взятых в опыты насекомых формирование блока преджелудка зарегистрировано в первый период в среднем у 1.4 %, во второй — у 6.6 % особей. Различия по анализируемому показателю статистически достоверны ($t = 13.16$; $P < 0.001$).

Наиболее интересные данные получены в отношении основного переносчика чумы в очаге: блохи *C. tesquorum*. В экспериментах 1970, 1974—1975 гг. блок преджелудка формировался в среднем у 2.8 % насекомых, взятых в опыт. При этом диапазон данного показателя варьировал от 2.1 до 3.8 %. Во второй период доля блокированных блох колебалась от 4.9 до 12.1 % со средним значением 6.7 %. Различия по данному показателю между первым и вторым периодами проведения опытов высоко достоверны ($t = 4.2$; $P < 0.001$).

Показательны результаты изучения векторной способности блохи *A. primaris*. В первый период 3 группы экспериментов, включающих 6 опытов, проведенных в Тувинском очаге чумы разными исследователями, продемонстрировали неспособность данного вида блох к формированию блока преджелудка и полное отсутствие фактов передачи инфекционного начала интактным зверькам. Были сделаны выводы о том, что эта блоха не играет никакой роли в энзоотии чумы в Тувинском очаге (Феоктистов и др., 1969; Якуба и др., 1974). Тем не менее в серии экспериментов 1982—1983 гг., где в качестве прокормителя использовали плоскочерепную полевку, зарегистрировано 49 блокированных *A. primaris* (7.4 % от взятых в опыты имаго). Отмечали и эффективную трансмиссивную передачу инфекции здоровым зверькам при подкормках на них инфицированных насекомых (Вержущий и др., 1984). Аналогичные данные можно привести в отношении блох *Frontopsylla elatoides* и *Neopsylla mana* (Базанова, Климов, 2008).

Забайкальский природный очаг чумы. При исследовании взаимоотношений микроба чумы и блох из Забайкальского очага всего осуществлено 8 серий экспериментальных работ (40 отдельных опытов). В экспериментах использовано 8063 насекомых (табл. 4). В первый период (1967—1971 г.) частота блокообразования в среднем по всем изученным видам блох составила 1.1 %. Во второй период (1982—2007 г.) этот показатель достигал 10.7 %.

При небольшом числе взятых в анализ видов в отношении основного переносчика *C. tesquorum* можно сделать достоверный вывод о резком повышении уровня блокообразования во второй период проведения экспериментальных работ (Воронова, Базанова, 2009). Различия в частоте формирования блоков преджелудка между первым и вторым периодами статистически достоверны ($t = 4.15$; $P < 0.001$). Возрастание частоты блокирования *C. tesquorum* однозначно приводит к увеличению эффективности

Таблица 3

Изменение векторной активности блох в Тувинском природном очаге чумы

Table 3. Alteration of flea vector activity in the Tuva natural plague focus

№	Вид блохи	Годы	Количество опытов	Количество блох в опытах	Из них с блоком		Литературный источник
					абс.	%	
1	<i>Amphalius runatus</i>	1969—1971	1	142	0	0	Якуба и др., 1974
2	<i>A. runatus</i>	1973	3	204	0	0	Равдоникас и др., 1974
3	<i>A. runatus</i>	1970—1976	4	568	0	0	Воронова, Феоктистов, 1979
4	<i>Amphipsylla primaris</i>	1967—1968	2	435	0	0	Феоктистов и др., 1969
5	<i>A. primaris</i>	1970—1971	1	48	0	0	Якуба и др., 1974
6	<i>A. primaris</i>	1970—1976	3	518	0	0	Воронова, Феоктистов, 1979
7	<i>Citellophilus tesquorum</i>	1970—1975	6	885	25	2.8	Воронова, 1978
8	<i>Ctenophyllus hirticrus</i>	1969—1971	1	175	2	1.1	Якуба и др., 1974
9	<i>Ct. hirticrus</i>	1973	3	129	0	0	Равдоникас и др., 1974
10	<i>Ct. hirticrus</i>	1970—1976	3	907	1	0.1	Воронова, Феоктистов, 1979
11	<i>Frontopsylla elatoides</i>	1970—1976	1	235	0	0	То же
12	<i>F. hetera</i>	1970—1976	2	118	0	0	» »
13	<i>Neopsylla mana</i>	1970—1976	2	265	1	0.4	Воронова, 1984
14	<i>Oropsylla alaskensis</i>	1970—1976	1	45	0	0	Воронова, Феоктистов, 1979
15	<i>Paradoxopsyllus dashidorzhii</i>	1969—1971	1	302	49	16.2	Якуба и др., 1974
16	<i>Paramonopsyllus scalonae</i>	1969—1971	1	34	1	2.9	То же
17	<i>P. scalonae</i>	1973	3	175	0	0	Равдоникас и др., 1974
18	<i>P. scalonae</i>	1970—1976	2	639	1	0.2	Воронова, Феоктистов, 1979
19	<i>Rhadinopsylla li</i>	1970—1976	1	55	1	1.8	То же
	Итого за I период		41	5879	83	1.4	
1	<i>A. primaris</i>	1982	5	683	49	7.4	Вержуцкий и др., 1984; Токмакова и др., 2003
2	<i>C. tesquorum</i>	1991—1992	1	246	14	5.7	Воронова, Базанова, 2004
3	<i>C. tesquorum</i>	1985—1994	6	987	69	7.0	Воронова, Базанова, 2004; Базанова, 2009

Таблица 3 (продолжение)

№	Вид блохи	Годы	Количество опытов	Количество блох в опытах	Из них с блоком		Литературный источник
					абс.	%	
4	<i>C. tesquorum</i>	2006—2007	6	338	23	6.8	Базанова, Вержуцкий, 2009
5	<i>F. elatoides</i>	1985—1992	1	322	2	0.6	Базанова, Климов, 2008
6	<i>N. mana</i>	1991—1992	1	223	27	12.1	То же
7	<i>O. alaskensis</i>	1985—1992	1	42	1	2.4	» »
8	<i>P. dashidorzhii</i>	1985—1992	2	191	18	9.4	Базанова, Климов, 1990
9	<i>P. scorodumovi</i>	1982	1	146	13	8.9	Климов, Вержуцкий, 1984
10	<i>P. scorodumovi</i>	1985—1992	2	197	24	12.2	Базанова, Климов, 1990
11	<i>P. scalonae</i>	1985—1992	2	175	2	1.1	То же
12	<i>Rh. li</i>	1985—1992	3	316	12	3.8	Базанова, Вержуцкий, 2009
Итого за II период			31	3866	254	6.6	

Таблица 4

Изменение векторной активности блох в Забайкальском природном очаге чумы

Table 4. Alteration of flea vector activity in the Transbaikalian natural plague focus

Вид блохи	Годы	Количество опытов	Количество блох в опытах	Из них с блоком		Литературный источник
				абс.	%	
<i>Citellophilus tesquorum</i>	1967—1971	7	2212	44*	2.0*	Феоктистов и др., 1974
<i>Frontopsylla luculenta</i>	1967—1971	7	1816	0	0	То же
<i>Neopsylla pleskei</i>	1967—1971	7	1989	20*	1.0*	» »
Итого/среднее за I период		21	6017	64	1.1	
<i>Amphipsylla primaris</i>	1982	4	665	10	1.5	Воронова и др., 1984
<i>C. tesquorum</i>	2006—2007	6	882	202	22.9	Воронова, Базанова, 2009
<i>F. luculenta</i>	1990	1	130	5	3.8	Воронова и др., 1990
<i>F. luculenta</i>	2003—2007	8	369	2	0.5	Базанова и др., 2007
Итого/среднее за II период		19	2046	219	10.7	

Примечание. * — расчеты по опубликованным данным.

передачи инфекции данной блохой. У блохи *Frontopsylla luculenta* выявить формирование блока преджелудка в опытах 1967—1971 гг. не удалось (Феоктистов и др., 1974). Во второй период проведения опытов при подкормках инфицированных блох на даурском суслике образование блока отмечали в 3.8 % случаев (Воронова и др., 1990; Воронова и др., 2000). В опытах, проведенных на белых мышах, в отдельных случаях также зарегистрировано формирование полных и частичных блоков преджелудка. Эти факты выявлены при повторных заражающих кормлениях блох (Базанова и др., 2007). Исходя из приведенных данных, можно констатировать, что *F. luculenta* способны к блокированию возбудителем чумы и его передаче как лабораторным животным, так и естественному прокормителю. При этом укусы инфицированных имаго в ранний после заражения период до формирования блока преджелудка могут вызывать у зверьков острую форму инфекции с интенсивной бактериемией, что обеспечивает дальнейшую трансмиссию возбудителя (Базанова и др., 2007).

Таким образом, векторная способность блох *C. tesquorum* и *F. luculenta* из Забайкальского природного очага по показателю «частота блокообразования» во втором периоде проведения опытов была значительно выше, чем в опытах первого периода ($t = 20.47$; $P < 0.001$).

Суммируя собранные, весьма представительные многолетние данные, можно заключить, что за сравнительно небольшой период времени (30—40 лет) во всех сибирских очагах чумы (Алтайском, Тувинском и Забайкальском) произошло увеличение векторной способности блох. Уровень достоверности различий в частоте блокирования эктопаразитов между взятыми в анализ периодами высокий во всех трех очагах ($P < 0.001$).

Если в первый, взятый для анализа, период проведения экспериментов в среднем по сибирским природным очагам блокировалось 1.3 % от всех блох, задействованных в опытах, то в последующий период этот показатель составил 7.8 % (табл. 5). Различия в частоте регистрации блокированных имаго в экспериментах среди инфицированных насекомых между двумя анализируемыми периодами высоко достоверны ($t = 18.99$; $P < 0.001$).

Кодирующие эффективную трансмиссию микроба чумы гены сосредоточены на немногих элементах свободной и хромосомной частей генома. Для них характерна высокая степень плейотропности и значительная полифункциональность (Анисимов, 1999). Показано, что изменения в функционировании этих генов, вызванные структурными перестройками или блокированием тех или иных участков их деятельности, происходят достаточно часто и могут напрямую сказаться на эффективности передачи возбудителя (Perry, 2003; Hinnebusch et al., 2016), чем, по всей видимости, и можно объяснить наблюдаемые явления.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Различия в образовании блока преджелудка за разные периоды времени выявлены почти у всех исследованных видов блох и во всех трех природных очагах чумы Сибири. Рост частоты блокообразования повышает эффективность трансмиссивной передачи возбудителя. Отмечена вполне

Таблица 5

Повышение векторной активности блох в сибирских природных очагах чумы

Table 5. Increase of flea vector activity in the Siberian natural plague foci

№	Очаги	Годы	Количество опытов	Количество блох	Из них с блоком	
					абс.	%
1	Алтайский природный очаг	1974—1980	8	3636	54	1.5
2	Тувинский природный очаг	1967—1976	41	5879	83	1.5
3	Забайкальский природный очаг	1967—1971	21	6017	64	1.0
	Итого за I период		70	15532	201	1.3
1	Алтайский природный очаг	1983—1985	7	684	43	6.3
2	Тувинский природный очаг	1982—2007	31	3866	254	6.6
3	Забайкальский природный очаг	1982—2007	19	2046	217	10.6
	Итого за II период		57	6596	514	7.8

определенная закономерность, что блохи с высокой частотой блокообразования передают инфекцию чаще, чем блохи с низким показателем «блокирования» (Вашенко, 1988). Показано, что блохи с блоком преджелудка чаще обеспечивают генерализацию инфекционного процесса у прокормителя с агональной бактериемией, что способствует дальнейшей трансмиссии микроба чумы (Базанова и др., 2003; Базанова, 2009).

Поскольку данные показатели имеют важнейшее значение для функционирования очага, то и активность эпизоотического процесса за этот промежуток времени должна соответственно вырасти, что и наблюдается в последние десятилетия в Туве и Горном Алтае (Корзун и др., 2017). В Забайкалье в связи с крайне низкой численностью носителей и переносчиков вероятность активных эпизоотий в настоящее время маловероятна.

Столь существенный рост векторной способности блох неизбежно ведет к увеличению числа пассажей возбудителя за каждый эпизоотический цикл, что в свою очередь способно значительно повысить вирулентность микроба чумы (Иннокентьева, 1997). В условиях меняющейся окружающей среды (аридизация климата с изменением границ господствующих фитоценозов) и нарастания численности основных переносчиков чумы — это может привести не только к активизации очагов чумы в природе, но и к повышению вероятности развития первичнолегочных форм заболевания у людей при возможных эпидосложнениях. Принимая во внимание развитость современной инфраструктуры, нельзя полностью исключить попадания такого больного до начала клинических проявлений в крупный транспортный узел, что способно вызвать непредсказуемые эпидемиологические последствия.

Учитывая, что векторная способность блох может быть использована как один из наиболее важных показателей для прогнозирования развития

эпизоотической и эпидемической ситуации, в настоящее время очевидна необходимость развертывания новых экспериментальных работ в природных очагах чумы. Следует выявить современное состояние блокообразования у массовых видов блох в каждом очаге чумы, определить эффективность передачи инфекции фоновым видам мелких млекопитающих и регулярно отслеживать изменение этих показателей. Проведенный анализ ситуации по данной теме однозначно показывает, что мониторинг векторной способности блох должен быть включен в список основных мероприятий эпиднадзора за чумой, так же как и мониторинг численности основных носителей и переносчиков и эпизоотической активности каждого очага.

Список литературы

- Анисимов А. П. 1999. Факторы, обеспечивающие блокообразующую активность *Yersinia pestis*. Молекулярная генетика. 4: 11—15.
- Базанова Л. П. 2009. Взаимоотношения микроба чумы (*Yersinia pestis*) и блох (Siphonaptera). Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Улан-Удэ. 46 с.
- Базанова Л. П., Вержуцкий Д. Б. 2009. Эпизоотологическое значение блох (Siphonaptera) в Тувинском природном очаге чумы (обзор). Байкальский зоологический журнал. 3: 105—109.
- Базанова Л. П., Воронова Г. А., Токмакова Е. Г. 2007. Трансмиссия возбудителя чумы блохами *Frontopsylla luculenta luculenta* (Jordan et Rothschild, 1923), их алиментарная активность и смертность. Проблемы особо опасных инфекций. 2 (94): 16—20.
- Базанова Л. П., Воронова Г. А., Токмакова Е. Г., Синьков В. В. 2004. Некоторые особенности взаимоотношений *Citellophilus tesquorum altaicus* (Siphonaptera: Ceratophyllidae) с возбудителем чумы. Паразитология. 38 (2): 139—149.
- Базанова Л. П., Климов В. Т. 1990. Взаимоотношения блох монгольской пищухи Тувы с возбудителем чумы основного и алтайского подвидов. В сб.: Чиров. П. А. (ред.). Успехи медицинской энтомологии и акарологии: Материалы X съезда Всесоюзного энтомологического общества. Л. 3—4.
- Базанова Л. П., Климов В. Т. 2008. К оценке эпизоотологической роли блох длиннохвостого суслика в Тувинском природном очаге чумы. Медицинская паразитология и паразитарные болезни. 4: 55—59.
- Базанова Л. П., Токмакова Е. Г., Маевский М. П. 2003. Значение заблокированных и неблокированных блох *Citellophilus tesquorum altaicus* (Ioff, 1936) в передаче чумы. Проблемы особо опасных инфекций. 86: 14—20.
- Бибикова В. А., Классовский Л. Н. 1974. Передача чумы блохами. М.: Медицина. 188 с.
- Ващенко В. С. 1988. Блохи (Siphonaptera) — переносчики возбудителей болезней человека и животных. Л.: Наука. 163 с.
- Ващенко В. С. 1999. Роль блох в эпизоотологии чумы. Паразитология. 33(3): 198—209.
- Вержуцкий Д. Б., Равдоникас И. О., Ткаченко В. А. 1984. Экспериментальное изучение блох *Amphipsylla primaris* J. et R. как переносчиков чумы в Тувинском природном очаге. В сб.: Голубинский Е. П. (ред.). Современные аспекты профилактики зоонозных инфекций. Иркутск. 1: 61—62.
- Воронова Г. А. 1984. Взаимоотношения возбудителя чумы с блохами грызунов и зайцеобразных в Тувинском природном очаге. Автореф. дис. ... канд. мед. наук. Саратов. 16 с.
- Воронова Г. А., Базанова Л. П. 2009. О возможности возникновения локальных эпизоотий на территории Сибири при заносе возбудителя чумы из Монголии. Журнал инфекционной патологии, Иркутск. 16 (3): 88—89.

- Воронова Г. А., Ган Н. В., Юзвик Л. Н. 1984. Роль блох *Amphipsylla primaris mitis* из Забайкалья в передаче микроба чумы. В сб.: Голубинский Е. П. (ред.). Современные аспекты профилактики зоонозных инфекций. Иркутск. 2: 12—14.
- Воронова Г. А., Иннокентьева Т. И., Базанова Л. П. 2000. Блохи (Siphonaptera) как переносчики в сибирских природных очагах чумы. Карантинные и зоонозные инфекции в Казахстане. В сб.: Бурделов Л. А. (ред.). Работы, представленные на IV Международный симпозиум по блохам (Казахстан, Алматы, 7—10 сентября 1999 г.). Алматы. 2: 48—52.
- Воронова Г. А., Феоктистов А. З. 1979. Блохи грызунов и зайцеобразных Тувы как переносчики чумы. Проблемы особо опасных инфекций. 68(4): 50—53.
- Воронова Г. А., Феоктистов А. З., Елистратова Н. П. 1977. О способности блох *Amphipsylla runatus*, *Ctenophyllus hirticrus*, *Frontopsylla hetera* заражаться и передавать возбудителя чумы, циркулирующего в Горно-Алтайском природном очаге. Проблемы особо опасных инфекций. Саратов. 5 (57): 48—50.
- Гончаров А. И., Тохов Ю. М., Плотникова Е. П., Артющина Ю. С. 2013. Список видов и подвидов блох, обнаруженных зараженными возбудителем чумы в естественных условиях. Ставрополь: РИО ИДНК. 34 с.
- Иннокентьева Т. И. 1997. Особенности экологии *Yersinia pestis altaica*. Автореф. дис. ... д-ра мед. наук. Саратов. 59 с.
- Иоффе И. Г. 1941. Вопросы экологии блох в связи с их эпидемиологическим значением. Пятигорск. 116 с.
- Каримова Т. Ю., Неронов В. М. 2007. Природные очаги чумы Палеарктики. М.: Наука. 200 с.
- Климов В. Т., Вержуцкий Д. Б. 1984. Возможность передачи микроба чумы блохами *Paradoxopsyllus scorodumovi* Scalon, 1935 в Монгун-Тайгинском мезоочаге в эксперименте. В сб.: Голубинский Е. П. (ред.). Современные аспекты профилактики зоонозных инфекций. Иркутск. 2: 41—42.
- Коренберг Э. И., Помелова В. Г., Осин Н. С. 2013. Природноочаговые инфекции, передающиеся иксодовыми клещами. М.: ООО «Комментарий». 464 с.
- Кутырев В. В., Коннов Н. П., Волков Ю. П. 2007. Возбудитель чумы: ультраструктура и локализация в переносчике. М.: ОАО Изд-во «Медицина». 224 с.
- Кучерук В. В. 1965. Вопросы палеогенеза природных очагов чумы в связи с историей фауны грызунов. В сб.: Формозов А. Н. (ред.). Фауна и экология грызунов. М.: МГУ. 7: 5—86.
- Машковский И. К. 1986. Очерк популяционной экологии блох монгольской пищухи в Горно-Алтайском природном очаге чумы в связи с их эпизоотологическим значением. Дис. ... канд. биол. наук. Иркутск. 214 с.
- Машковский И. К., Жовтый И. Ф., Иннокентьева Т. И., Михайлов Е. П., Асташин Ю. М. 1992а. Эпизоотологическое значение блох *Citellophilus tesquorum altaicus* в Горно-Алтайском природном очаге чумы. В сб.: Степанов В. М. (ред.). Организация эпиднадзора при чуме и меры ее профилактики: Материалы межгосударственной научно-практической конференции. Алма-Ата. 2: 242—244.
- Машковский И. К., Жовтый И. Ф., Иннокентьева Т. И., Михайлов Е. П., Асташин Ю. М. 1992б. Эпизоотологическое значение блох *Amphipsylla primaris primaris* в Горно-Алтайском природном очаге чумы. В сб.: Степанов В. М. (ред.). Организация эпиднадзора при чуме и меры ее профилактики: Материалы межгосударственной научно-практической конференции. Алма-Ата. 2: 245—246.
- Попов Н. В., Матросов А. Н., Князева Т. В., Кузнецов А. А., Федоров Ю. М., Попов В. П., Корзун В. М., Вержуцкий Д. Б., Чипанин Е. В., Косилко С. А., Малецкая О. В., Григорьев М. П., Дубянский В. М., Шкарлет Г. П., Топорков В. П., Лопатин А. А., Зенкевич Е. С., Безсмертный В. Е., Балахонов С. В., Кутырев В. В. 2017. Эпизоотическая активность природных очагов чумы Российской Федерации в 2016 г., прогноз на 2017 г. Проблемы особо опасных инфекций. 1: 5—12.
- Равдоникас И. О., Якуба В. Н., Маевский М. П., Крюков И. Л. 1974. О способности некоторых массовых видов блох монгольской пищухи Тувы передавать чум-

- ную инфекцию. В сб.: Сафонова А. Д. (ред.). Доклады Иркутского противочумного института. 10: 210—211.
- Ралль Ю. М. 1965. Природная очаговость и эпизоотология чумы. М.: Медицина. 363 с.
- Рокицкий П. Ф. 1973. Биологическая статистика. Минск: Высшая школа. 320 с.
- Слудский А. А. 2014. Список позвоночных животных мировой фауны — носителей возбудителя чумы. Проблемы особо опасных инфекций. 3: 42—51.
- Токмакова Е. Г., Базанова Л. П., Вержуцкий Д. Б. 2003. Особенности размножения возбудителя чумы в блохах *Amphipsylla primaris primaris* Jordan et Rothschild, 1915 в различные сезоны года. Журнал инфекционной патологии. Иркутск. 10 (4): 106—107.
- Токмакова Е. Г., Вержуцкий Д. Б., Базанова Л. П. 2006. Образование блока преджелудка, алиментарная активность и смертность у блох *Amphipsylla primaris primaris*, инфицированных возбудителем чумы. Паразитология. 40 (3): 215—224.
- Феоктистов А. З., Якуба В. Н., Лясоцкий Л. Л. 1969. Изучение способности блох *Amphipsylla primaris primaris* заражаться и передавать чумной микроб. В сб.: Сафонова А. Д. (ред.). Доклады Иркутского противочумного института. Кызыл. 8: 263—266.
- Феоктистов А. З., Даниленко А. Ф., Юзвик Л. Н., Шведко Л. П. 1974. Эффективность массовых видов блох Забайкалья как переносчиков чумы. В сб.: Сафонова А. Д. (ред.). Доклады Иркутского противочумного института. 10: 206—208.
- Якуба В. Н., Лазарева Л. А., Маевский М. П., Михайлов Е. П., Калиновский А. И., Машковский И. К. 1983а. Передача чумы блохами плоскочерепной полевки в эксперименте. В сб.: Сучков Ю. Г. (ред.). Профилактика природно-очаговых инфекций: Тезисы докладов Всесоюзной научно-практической конференции 6—8 декабря 1983 г. Ставрополь. 282—283.
- Якуба В. Н., Маевский М. П., Иннокентьева Т. И. 1978а. Экспериментальное изучение блох массовых видов Горного Алтая как переносчиков чумы. В сб.: Галбадрах Д. (ред.). Эпидемиология и профилактика особо опасных инфекций в МНР и СССР. Улан-Батор. Госиздат. 148—150.
- Якуба В. Н., Маевский М. П., Елистратова Н. П., Климов В. Т., Иннокентьева Т. И., Бондаренко А. А. 1978б. Блоха *Paradoxopsyllus scorodumovi* (Aphaniptera) — эффективный переносчик чумы в Горно-Алтайском природном очаге. Паразитология. 12 (3): 259—262.
- Якуба В. Н., Маевский М. П., Лазарева Л. А., Климов В. Т., Машковский И. К., Иннокентьева Т. И., Бондаренко А. А. 1978в. Эпизоотологическое значение блох *Frontopsylla hetera* в Горно-Алтайском природном очаге чумы. Паразитология. 12 (1): 27—30.
- Якуба В. Н., Маевский М. П., Лазарева Л. А., Машковский И. К., Михайлов Е. П. 1984. О блокообразовании у *Amphipsylla primaris primaris* J. et R. при питании на монгольской пищухе. В сб.: Голубинский Е. П. (ред.). Современные аспекты профилактики зоонозных инфекций. Иркутск. 2: 89—91.
- Якуба В. Н., Маевский М. П., Машковский И. К., Михайлов Е. П., Асташин Ю. М. 1983б. *Rhadinopsylla dahurica dahurica* J. et R. из Сайлюгемского очага как переносчик чумы. Журнал микробиологии, эпидемиологии и иммунобиологии. 12: 94—95.
- Якуба В. Н., Феоктистов А. З., Воронова Г. А., Лясоцкий Л. Л. 1974. Роль массовых видов блох монгольской пищухи в передаче чумы в Тувинском очаге. Проблемы особо опасных инфекций. 3: 57—61.
- Akiev A. K. 1982. Epidemiology and incidence of plague in the world, 1956—1979. Bulletin of the World Health Organization. 60(2): 165—169.
- Dubyanskiy V. M., Yeszhanov A. B. 2016. Ecology of *Yersinia pestis* and Epidemiology of Plague: In: *Yersinia pestis* Retrospective and Perspective. Advances in Experimental Medicine and Biology. 101—170.
- Hinnebusch B. J. 2005. The evolution of flea-borne transmission in *Yersinia pestis*. Current Issues in Molecular Biology. 7 (2): 197—212.

- Hinnebusch B. J., Chouikha I., Sun Yi.-Ch. 2016. Ecological Opportunity, Evolution, and the Emergence of Flea-Borne Plague. *Infection and Immunity*. 84: 1932—1940.
- Perry R. D. 2003. A Plague of Fleas — Survival and Transmission of *Yersinia pestis*. *ASM News*. 69: 336—340.

CHANGES IN FLEA (SIPHONAPTERA) VECTOR ACTIVITY IN THE SIBERIAN NATURAL PLAGUE FOCI

D. B. Verzhutsky, L. P. Bazanova, E. G. Tokmakova

Key words: natural foci, fleas, *Yersinia pestis*, block formation.

SUMMARY

Comparative analysis of vector activity of fleas in the Siberian natural plague foci was carried out during two long-term periods (1967—1980 and 1983—2007, respectively) of experimental studies. The data on block formation frequency in imago infested by *Yersinia pestis* were analyzed in 127 experiments with the use of 15 flea species and subspecies. It was shown that an increase of vector activity of the carriers occurred in all the Siberian plague foci (Altai, Tuva, and Transbaikalia) during rather small time period (30—40 years). The confidence level of the distinctions in frequency of the insect «blocking» between the analyzed periods was high in all the three foci ($P < 0.001$).